www.unal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia.htm Caldasia 30(2):301-314. 2008

REVISIÓN DEL GÉNERO *AXONOPUS* (POACEAE: PANICEAE): PRIMER REGISTRO DEL GÉNERO EN EUROPA Y NOVEDADES TAXONÓMICAS[1]

Revision of the genus *Axonopus* (Poaceae: Paniceae): First record of the genus for Europe and taxonomic novelties

Diego Giraldo-Cañas
Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá D. C., Colombia. dagiraldoc@unal.edu.co

RESUMEN

Axonopus P. Beauv. es un género nativo del continente americano, del que se conocen unas 72 especies, principalmente concentradas en el norte de Sudamérica, con algunos representantes aparentemente introducidos en el Viejo Mundo. Se registra el género *Axonopus* por primera vez en Europa con la especie *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhlm. Por otra parte, cinco binomios se reducen a la sinonimia de *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. y de *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhlm. Se presentan las descripciones de las tres especies tratadas, sus sinónimos, sus ilustraciones, su distribución geográfica y ecológica, y se comentan algunas particularidades.

Palabras clave. *Axonopus*, Flora de Europa, Flora de América, Paniceae, Poaceae, Taxonomía de gramíneas.

ABSTRACT

Axonopus P. Beauv. is an American genus with *ca.* 72 species, mainly distributed in northern South America, with some species apparently introduced in the Old World. The genus *Axonopus* is recorded for the first time in Europe [*Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhlm.]. Additionally, five new synonyms are proposed for *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. and *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhlm. Descriptions are provided for the three species treated herein, including synonyms, illustrations, ecological and geographic distribution, and comments on particular features.

Key words. *Axonopus*, Flora of Europe, Flora of America, Paniceae, Poaceae, Taxonomy of grasses.

INTRODUCCIÓN

El género *Axonopus* P. Beauv. pertenece a la tribu Paniceae de la subfamilia Panicoideae. Es un género nativo de las regiones tropicales y subtropicales de América [desde el centro-sur de los Estados Unidos de América hasta la provincia de Buenos Aires (Argentina) y Chile, así como en las islas del Caribe], con algunos representantes aparentemente introducidos en África, Australia y Asia tropical. De este género se conocen cerca de 72 especies, las cuales están mayormente concentradas en el norte de Sudamérica (Giraldo-Cañas 2008). Sus especies crecen, principalmente, por debajo de los 1000 m de altitud, y constituyen

---

[1] Contribución derivada del proyecto "Estudios sistemáticos en gramíneas de Colombia: Parte II.", de la Dirección Nacional de Investigación de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

importantes elementos en las sabanas naturales y en los afloramientos rocosos de los escudos precámbricos sudamericanos.

Este género incluye hierbas perennes, raras veces anuales, cespitosas, bajas a muy robustas, a veces rastreras, estoloníferas o rizomatosas, de hojas tiernas a muy duras y se distingue de otros miembros de la tribu Paniceae por presentar espiguillas solitarias en posición inversa, es decir, con la lema fértil abaxial respecto al raquis y por carecer de gluma inferior. Así, las características más contundentes para delimitar el género *Axonopus* son: Espiguillas solitarias con gluma superior abaxial (posición inversa), ausencia de gluma inferior y reducción del antecio basal a la lema inferior (estéril) (Giraldo-Cañas 2008).

Se presentan varias novedades con el fin de aportar nuevos elementos para el esclarecimiento de la taxonomía y la sistemática del género *Axonopus* a nivel mundial, las cuales son producto de la continuación del estudio de este destacado género de Paniceae (véase Giraldo-Cañas 2000a, 2001, 2002, 2003, 2008). Entre las novedades se destacan, por una parte, el primer registro del género para Europa y por otra parte, la reducción de varios binomios a la sinonimia de especies previamente descritas. Estas novedades se detallan a continuación.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las técnicas utilizadas corresponden a las clásicas en taxonomía vegetal. La terminología de las estructuras morfológicas planas y tridimensionales está basada en los términos propuestos por Font Quer (1993), excepto en lo que tiene que ver con los términos "**caña**" [= culmo *sensu* Chase & Luces de Febres (1972), Sousa & Zárate (1988) y Dávila Aranda & Manrique Forceck (1990)], "**panoja**" [= paniculodio *sensu* Rua (1999), panícula *sensu* Chase & Luces de Febres (1972), Sousa & Zárate (1988), Dávila Aranda & Manrique Forceck (1990), Gould & Shaw (1992) y Font Quer (1993)], "**espiguilla**" [= florescencia *sensu* Rua (1999), espícula *sensu* Font Quer (1993)], "**antecio**" [= flósculo *sensu* Chase & Luces de Febres (1972), Sousa & Zárate (1988) y Dávila Aranda & Manrique Forceck (1990)], y "**cariopsis**" [= cariopse *sensu* Nicora & Rúgolo de Agrasar (1987); = cariópside *sensu* Gould & Shaw (1992)], siguiéndose en este caso a Parodi (1964), McClure & Soderstrom (1972), Zuloaga & Soderstrom (1985), Nicora & Rúgolo de Agrasar (1987) y Vegetti & Pensiero (1993), ya que éstas son las formas castellanas adoptadas en la agrostología moderna.

Se consultaron las colecciones de diversos herbarios, tales como AAU, AS, B, BA, BAA, BAF, BRG, CAUP, CEN, CEPEC, COAH, COL, CORD, CTES, F, FMB, G, HPUJ, HUA, HUQ, IAN, IBGE, KEW, LIL, LP, LPB, MA, MEDEL, MEXU, MO, NY, P, R, RB, RSA, SI, SP, TOLI, U, UPTC, US, VEN y XAL, abreviados de acuerdo con Holmgren *et al.* (1990). Véase Zuloaga *et al.* (2003) para la lista de otros sinónimos de las especies aquí tratadas. Cabe destacar que las palabras *holotipo, isotipo, lectotipo, isolectotipo* y otras similares, están escritas de acuerdo con Kiesling (2002: xi), autor que adopta y aconseja la forma sin tilde.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Axonopus fissifolius (Raddi) Kuhlm., Comm. Lin. Telegr., Bot. 67 (Bot. 11): 87. 1922. *Paspalum fissifolium* Raddi, Agrostogr. Bras. 26. 1823. Tipo: BRASIL. Rio de Janeiro, *Raddi s. nro.* (holotipo PI, isotipos BM, FI, US!). **Figura 1**.

Axonopus affinis Chase, J. Wash. Acad. Sci. 28: 180. 1938. Tipo: ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA. Mississipi: Waynesboro, in low moist ground, 2 oct 1896, *T. H. Kearney Jr. 175* (holotipo US!, isotipos MO!, US!).

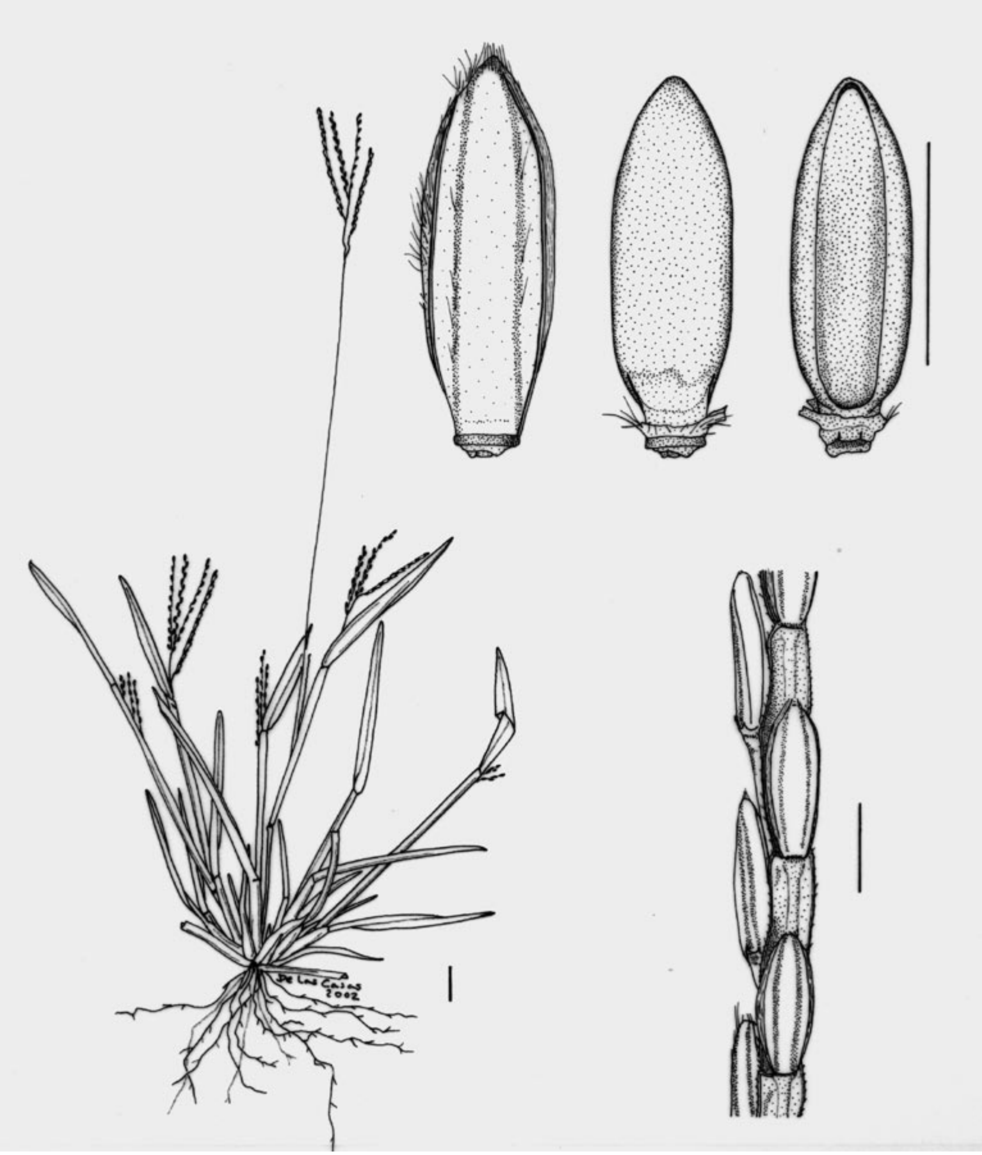

Figura 1. *Axonopus fissifolius* (Raddi) Kuhlm. A. Hábito, B. Porción de un racimo, C. Espiguilla (vista desde el lado de la gluma superior), D y E. Antecio superior (D, visto desde el lado de la lema superior; E, visto desde el lado de la pálea superior) (*Cortés 6*, COL). En A la barra indica un cm, en B, C, D y E indica un mm.

Plantas perennes, cespitosas, ocasionalmente estoloníferas. **Cañas** de 19-70 cm de long., simples, raramente ramificadas hacia la base, erectas, geniculadas a decumbentes; paucinodes, los entrenudos de 1.2-20 cm de long., siendo los inferiores más cortos, angulosos a canaliculados, glabros, pajizos, verde claros a castaños, lustrosos o no; nudos de < 2 mm de long., castaño oscuros, raramente castaño claros, glabros a pilosos, con pelos blanquecinos adpresos. **Hojas** basales y caulinares, follaje laxo a medianamente denso; **vainas** glabras, pilosas en ambas caras, ciliadas, o pilosas en los márgenes hacia la porción distal, los pelos tuberculados, los márgenes membranáceos, enteros; vainas basales de 1.5-7 cm de long., fasciculadas, las superiores distantes entre sí, de 5-15 cm de long.; **lígulas** membranáceo-ciliadas, de 0.2-0.5 mm de long.; cuello distinguible, glabro, en ocasiones ralamente piloso; **láminas** lineares a lanceoladas, planas a conduplicadas, glabras a pilosas en ambas caras, los pelos tuberculados; los márgenes enteros a escabriúsculos, glabros o pilosos hacia la región ligular; las láminas basales de 0.5-10 cm de long. x 2-6 mm lat., las superiores de 1.5-17 cm de long. x 3-9 mm lat.; el ápice obtuso, agudo a apiculado, ocasionalmente bífido, escabroso o no. **Inflorescencias** 1-4, raramente 5, exertas, erectas, terminales, ocasionalmente axilares; pedúnculos glabros, lisos, filiformes, angulosos, surcados, pajizos, verde claros, dorados o con tintes purpúreos, opacos a lustrosos, hasta de 33 cm de long., los axilares cortamente exertos a subincluidos en las vainas; pulvínulos cortamente pilosos; eje principal glabro, anguloso, canaliculado, de 0-2.2 cm de long.; **panojas** laxas a medianamente densas, raramente densas, de 3-10 cm de long.; **racimos** simples, 3-6, raramente 2 (conjugados) ó 7-9, ascendentes, alternos, los superiores subopuestos a digitados; racimos inferiores de 3.5-10 cm de long., los superiores de 3-6 cm de long.; **raquis** triquetro, fértil en toda su extensión y remata en una espiguilla fértil, glabro, escabriúsculo; **pedicelos** acetabuliformes, glabros a glabrescentes, escabrosos, pajizos, de < 0.4 mm de long. **Espiguillas** bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que sólo poseen una flor perfecta, y así el **antecio inferior** queda representado por la lema estéril), dorsiventralmente comprimidas, solitarias, dispuestas en el raquis en dos hileras alternas, elipsoides a ovoides, de 1.5-1.9 mm de long. x 0.6-0.9 mm lat., pajizas, doradas a verde claras o con tintes purpúreos, glabras, glabrescentes a esparcidamente pilosas, o con pelos fasciculados en la base o con pelos en el ápice o dispuestos a lo largo de los nervios, los pelos simples, unicelulares, blanquecinos y flexuosos; **gluma inferior** ausente; **gluma superior** 2-4-nervia, los nervios marginales engrosados a tenues, los internos tenues, traslúcida, membranácea, tan larga como la espiguilla; **lema inferior** 2-4-nervia, glumiforme. **Antecio superior** elipsoide, 0.1-0.2 mm más corto que la espiguilla o tan largo como ésta, pajizo, lustroso, finamente papiloso en toda su superficie, las papilas simples y dispuestas longitudinalmente en la superficie de la lema y la pálea superiores, raramente liso, glabro, el ápice con un penacho laxo de pelos hialinos y cortitos, entonces los pelos (macropelos) simples y unicelulares; **lema superior** con los márgenes enrollados sobre la pálea superior, y además encierra ligeramente el ápice de la misma; **pálea superior** como la lema superior; **porción de germinación** diferenciada, línea de ruptura conspicua y semilunar; **callo** horizontal y de contorno circular; **lodículas** 2, de 0.2-0.3 mm de long., oblongas, enteras, doradas a pajizas; **estambres** 3, anteras dorsifijas, tecas adnatas y paralelas, de 0.6-0.7 mm de long. x 0.2 mm lat, purpúreas, papilosas; filamentos de 0.5-0.8 mm de long., hialinos, rectos a flexuosos; **estigmas** plumosos, dorados a cobrizos. **Cariopsis** elipsoide, dorsiventralmente comprimida, de 1-1.2 mm de long., verde ceniza, lustrosa, rugosa; **hilo** oblongo, subbasal; **embrión** de 1/3 del largo de la cariopsis.

Distribución geográfica y ecológica. *Axonopus fissifolius* se distribuye desde los Estados Unidos de América hasta la Argentina y Uruguay, así como en el Caribe (Black 1963, Pohl 1980, Renvoize 1984, 1998, Judziewicz 1990, Tovar 1993, Pohl & Davidse 1994, Zuloaga *et al.* 1994, 2003, Davidse 2004). Esta especie ha sido introducida en varias regiones tropicales de Asia y Oceanía (Dr. J. F. Veldkamp, Nationaal Herbarium Nederland, com. pers., marzo de 2003), y aquí se documenta, por primera vez, su presencia en Europa [**PORTUGAL. Prov. Minho**: Braga, pr. Entre-ambos-os-rios, na margem directa do Cávado, nos gramados húmidos em solo arenoso-humífero, com *Paspalum dilatatum*, *ca.* 25 m, 41°52'N-8°51'O, 26 sep 1961, *B. V. Rainha 5181* (US)]. *Axonopus fissifolius* crece en campos inundables o en sabanas secas, barrancos arenosos, grietas de afloramientosos rocosos, bordes de camino, claros de bosque y potreros, entre el nivel del mar y los 2200 m.

Observaciones. *Axonopus fissifolius*, junto con *A. compressus* (Sw.) P. Beauv., *A. purpusii* (Mez) Chase y *A. scoparius* (Flüggé) Kuhlm., constituyen el grupo de mayor importancia económica del género dadas sus cualidades como plantas forrajeras. Por otra parte, merece destacarse que la información existente indica que *A. fissifolius*, al igual que *A. compressus* y *A. purpusii*, constituyen tres complejos poliploides (Giraldo-Cañas 2008). Así, la gran variabilidad morfológica que exhiben estas tres especies podría ser atribuible, en parte, a la poliploidía que presentan. Esto indicaría que la poliploidía ha jugado un importante papel en la evolución del género *Axonopus*. Del mismo modo, el hecho de encontrar altos niveles de ploidía en estas tres especies, nos estaría indicando que se trata de especies paleopoliploides (Giraldo-Cañas 2008). Véanse además las observaciones dadas para *A. compressus*. Una lista completa de los sinónimos de *A. fissifolius* se encuentra en Zuloaga *et al.* (2003).

Material examinado:

NORTEAMÉRICA
ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA: *Gould 6565* (RSA), *Kearney Jr. 175* (MO, US), *Norris 5601, 5188* (RSA), *Swallen 375* (US). MÉXICO: *Beetle 2175* (MO), *Breedlove & Davidse 55126* (RSA), *Cowan 2537* (MO), *Mejía 724* (XAL), *Reeder & Reeder 5979* (MO, RSA).

SUDAMÉRICA
ARGENTINA: *Ahumada et al. 3807* (COL), *Giraldo-Cañas & Biganzoli 2801* (SI), *Schulz 15245* (COL). BRASIL: *Chase 11913* (MO), *Harley 16013* (CEPEC), *Zuloaga & Morrone 4713* (SI). COLOMBIA: *Cortés 6* (COL), *Giraldo-Cañas 2597* (COAH, HUA, MO, SI), *2602* (COAH, HUA, MO, SI), *2615* (COAH, HUA, MO, SI), *3518, 3949, 3960* (COL), *Davidse & Miller 26583* (COL, MO, SI, VEN). GUAYANA FRANCESA: *Hoock 637, 639, 643, 647, 657, 658* (COL). PERÚ: *Barrier 296* (COL), *Schunke 3715* (COL). VENEZUELA: *Burkart 16642* (SI), *Huber 6206* (SI, VEN), *6209* (SI, VEN), *Liesner 15697* (MO), *Steyermark & Bunting 102494* (COL, VEN), *Zuloaga et al. 4357* (SI, VEN).

EL CARIBE
CUBA: *Ekman 10786* (US).

ASIA
FILIPINAS: *Vera Santos 5792* (US).

EUROPA
PORTUGAL: *Rainha 5181* (US).

OCEANÍA
AUSTRALIA: *Whittet s. nro.* (US-1501879). HAWAII: *Whitney 3996* (US). POLINESIA FRANCESA: *Fosberg & Sachet 63317* (US).

Axonopus compressus (Sw.) P. Beauv., Ess. Agrost.: 12. 1812. *Milium compressum* Sw., Prod. Veg. Ind. Occ.: 24. 1788. Tipo: JAMAICA. *Shakespear s. nro.* (holotipo S, isotipo BM). **Figura 2**.

Paspalum paschale Stapf, Bull. Misc. Inform. Kew 1913: 117. 1913. *Axonopus paschalis* (Stapf) Pilg., Nat. Hist. Juan Fernández 2: 63. 1922. Tipo: CHILE. Easter Island: Common in hill of middle Island, abr 1911, *F. Fuentes 25* (holotipo K, isotipo US!). **Syn. nov.**

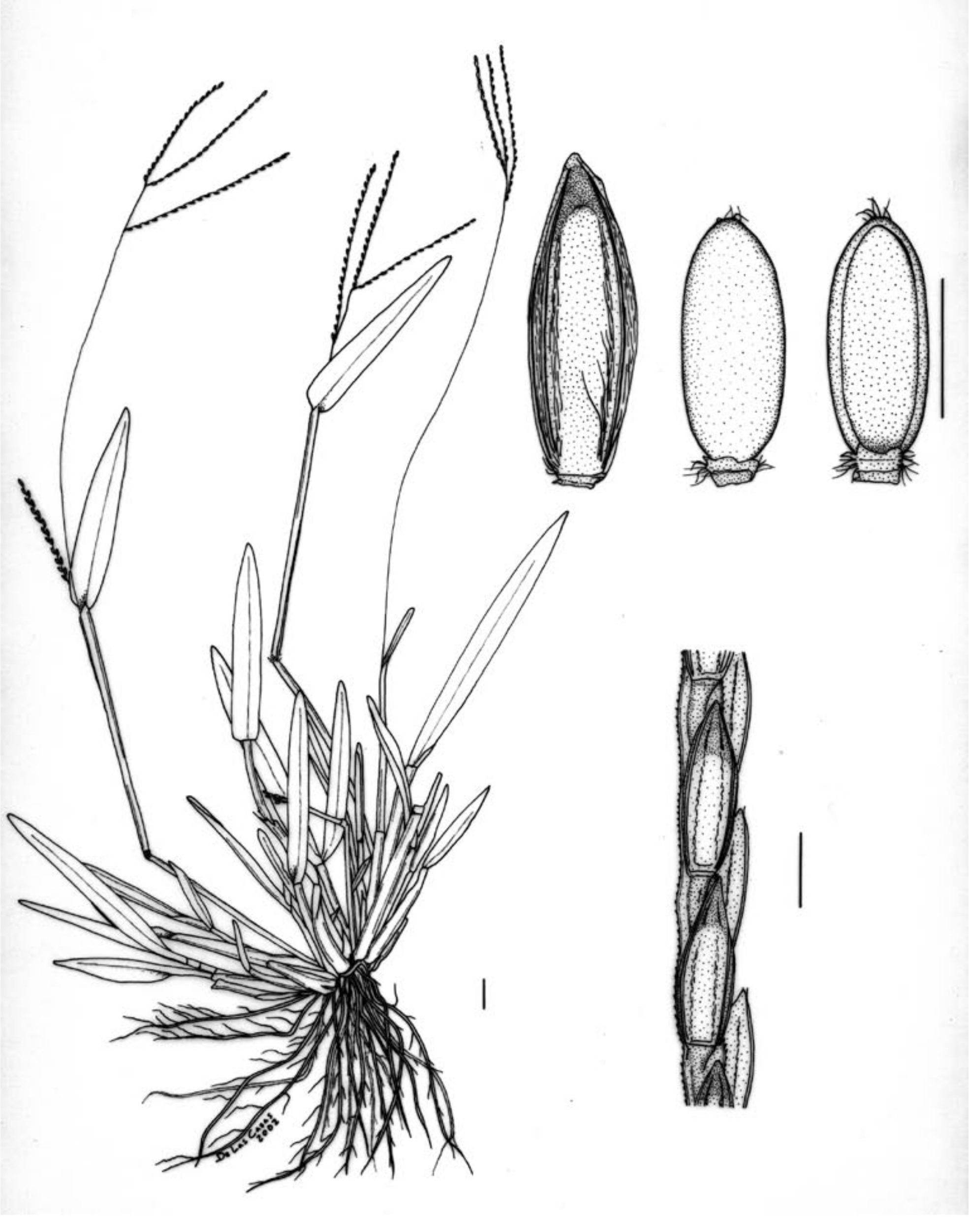

Figura 2. *Axonopus compressus* (Sw.) P. Beauv. A. Hábito, B. Porción de un racimo, C. Espiguilla (vista desde el lado de la gluma superior), D y E. Antecio superior (D, visto desde el lado de la lema superior; E, visto desde el lado de la pálea superior) (*Jorgenson 32*, COL). En A la barra indica un cm, en B, C, D y E indica un mm.

Axonopus arsenei Swallen, J. Wash, Acad. Sci. 23 (10): 459. 1933. Tipo: MÉXICO. Michoacán: Loma Santa María, vicinity of Morelia, 2050 m, 17 sep 1910, *G. Arsène 6952* (holotipo US!). **Syn. nov.**

Axonopus rosengurttii G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 64. 1963. Tipo: URUGUAY. Paysandú: Isla Queguay en el río Uruguay, de matas cultivadas en Monzón-Heber (Soriano), ene 1944, *B. Rosengurtt B 3818 ½* (holotipo US!, isotipo SI!). **Syn. nov.**

Plantas perennes, cespitosas, rizomatosas o estoloníferas, los estolones angulosos, canaliculados, glabros, hasta de un metro de longitud. **Cañas** de 4.5-85 cm de long., erectas a geniculadas dependiendo de su longitud, raramente ramificadas; paucinodes a plurinodes, los entrenudos inferiores de 2.5-13 cm de long., los superiores de 6-28 cm de long., cilíndricos, aplanados a angulosos, glabros, amarillos, pajizos, blanquecinos o con tintes purpúreos, opacos a lustrosos; nudos de 0.5-2 mm de long., glabros a pilosos, negruzcos a castaños cuando glabros, pajizos cuando pilosos. **Hojas** basales o caulinares, follaje denso a laxo; **vainas** fasciculadas, comprimidas, aquilladas, de 1.2-25.5 cm de long., siendo las superiores más largas, verdes, las inferiores ocasionalmente purpúreas o con tintes purpúreos, glabras a ralamente pilosas, venación prominente, ocasionalmente los márgenes membranáceos; **lígulas** membranáceo-ciliadas, de 0.3-0.6 mm de long.; cuello distinguible, glabro, glabrescente a ralamente piloso; **láminas** subuladas, linear-lanceoladas a lanceoladas, de 1.8-26 cm de long. x 2-11 mm lat., de venación tenue a prominente, planas, glabras, glabrescentes, ralamente pilosas, pilosas a ciliadas, los pelos tuberculados de < 2.8 mm de long., los márgenes escabriúsculos y pilosos hacia la región ligular; el ápice agudo a obtuso, glabro a piloso, escabriúsculo, ocasionalmente bífido. **Inflorescencias** 1-5, exertas a subincluidas en las vainas foliares, erectas, terminales, raramente axilares; pedúnculos glabros, lisos a estriados, cilíndricos, ocasionalmente angulosos a canaliculados, hasta de 31 cm de long.; pulvínulos pubérulos a pilosos, con pelos de 0.1-2.1 mm de long.; eje principal de 0-3 cm de long., glabro a ralamente piloso, liso, anguloso, estriado; **panojas** laxas, raramente densas, de 2.8-15 cm de long.; **racimos** simples, ascendentes, 2-4, raramente 5, cuando hay 2 pueden ser conjugados o alternos, cuando son más de 2 entonces los inferiores son alternos u ocasionalmente opuestos, los superiores conjugados, raramente subdigitados a digitados, racimos inferiores de 2.5-14.5 cm de long., los superiores de 2.2-11.5 cm de long.; **raquis** triquetro, fértil en toda su extensión y remata en una espiguilla fértil, glabro, glabrescente, raramente piloso en algunos sectores, con pelos de < 2.2 mm de long., los márgenes lisos a escabriúsculos; **pedicelos** de < 0.7 mm de long., acetabuliformes, escabriúsculos a ralamente pilosos, o con escasos pelos tuberculados de < 1.7 mm de long. **Espiguillas** bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que sólo poseen una flor perfecta, y así el **antecio inferior** queda representado por la lema estéril), dorsiventralmente comprimidas, solitarias, dispuestas en el raquis en dos hileras alternas, elipsoides a ovoides, de 2.1-3.5 mm de long. x 0.7-1.3 mm lat., glabras, glabrescentes a esparcidamente pilosas, con hileras de pelos blanquecinos entre los nervios o con pelos manifiestos en la base, en el ápice o a lo largo de los nervios marginales, los pelos simples, unicelulares, el ápice agudo a acuminado; **gluma inferior** ausente; **gluma superior** membranácea, traslúcida, pajiza, verde a purpúrea o verde con tintes purpúreos, tan larga como la espiguilla, 2-5-nervia, el nervio medio nulo a tenue, los nervios laterales tenues a engrosados, submarginales; **lema inferior** 2-5-nervia, glumiforme. **Antecio superior** elipsoide a ovoide, 0.1-0.6 mm más corto que la espiguilla, pajizo, blanquecino, dorado a verde claro, lustroso, glabro, piloso sólo en la porción distal, con pelos escasos y cortos o con un mechón laxo de pelos blanquecinos, entonces los pelos (macropelos) simples y unicelulares, antecio finamente papiloso en toda su superficie, las papilas simples y dispuestas longitudinalmente en la superficie de la lema y la pálea superiores; el ápice agudo a obtuso; **lema superior** con los márgenes enrollados sobre la pálea superior, y además encierra ligeramente el ápice de la misma; **pálea superior** como la lema superior; **porción de germinación** diferenciada, línea de ruptura conspicua y semilunar; **callo** horizontal y de contorno circular; **lodículas** 2, de 0.2-0.3 mm de long., oblongas, erosas, pajizas a doradas; **estambres** 3, anteras dorsifijas, tecas adnatas y paralelas, de < 0.9 mm de long., purpúreas, filamentos de < 1.3 mm de long., hialinos; **estigmas** plumosos, blanquecinos. **Cariopsis** elipsoide a ovoide, dorsiventralmente comprimida, de 1.9 mm de long. x 0.7 mm lat., rugosa, verde-ceniza, lustrosa; **hilo** oblongo, subbasal; **embrión** 1/3 del largo de la cariopsis.

Distribución geográfica y ecológica. Esta especie es quizás la que presenta la más amplia área de distribución, tanto latitudinal como altitudinal (Giraldo-Cañas 2000b), la cual comprende desde los Estados Unidos de América hasta la Argentina y Uruguay, así como en el Caribe (Black 1963, Pohl 1980, Renvoize 1984, 1998, Judziewicz 1990, Tovar 1993, Pohl & Davidse 1994, Zuloaga *et al.* 1994, 2003, Davidse 2004). Asimismo, *A. compressus* ha sido introducida en los trópicos y subtrópicos del Viejo Mundo (Dr. J. F. Veldkamp, Nationaal Herbarium Nederland, com. pers., marzo de 2003), mientras que otros autores consideran a esta especie como cosmopolita (Black 1963, Zuloaga *et al.* 1994). *Axonopus compressus* crece en suelos húmedos, en sabanas, en arenas blancas, campos de pastoreo, claros de bosque, bordes de camino y terrenos de cultivo, desde el nivel del mar hasta los 3000 m de altitud (Giraldo-Cañas 2000b). Dado que aquí se propone reducir *Axonopus paschalis* a la sinonimia de A. compressus, el área de la distribución geográfica de esta última debe extenderse a Chile.

Observaciones. Esta especie es sumamente variable, debido principalmente a su amplia distribución geográfica – tanto latitudinal como altitudinal- y a su naturaleza poliploide, lo que se traduce en una morfología muy amplia (Giraldo-Cañas 2008). Es por esto que *A. compressus* posee numerosos sinónimos (31 más los tres sinónimos aquí considerados, véase Zuloaga *et al.* 2003), pues frecuentemente se han propuesto binomios con base en esta variación morfológica, los cuales corresponden a poblaciones con extremos morfológicos de la misma entidad biológica y por tal razón, aquí se proponen nuevos sinónimos para la especie.

Cabe destacar que *A. compressus* es afín y frecuentemente confundida con *A. fissifolius*, de la que se distingue por el ancho de las láminas, el tamaño de las espiguillas, los pedicelos y el largo relativo entre el antecio superior y la espiguilla. Esta especie es ampliamente cultivada por sus cualidades como forrajera y formadora de césped. Una lista completa de los sinónimos de *A. compressus* se encuentra en Zuloaga *et al.* (2003).

Material examinado:

NORTEAMÉRICA

ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA: *Combs 1267* (US), *Curtiss 6638* (US), *Norris 5423* (RSA). MÉXICO: *Arriaga 283* (XAL), *Arsène 2919* (MO), *6952* (US), *7016* (MO), *Ballesteros 330* (XAL), *Breedlove & Thorne 17836* (RSA), *Davidse et al. 20105* (MEXU, MO), *G. B. H. 1574* (RSA), *Hinton 6532* (MO), *Lizama 86* (XAL), *Martínez et al. 31831* (MEXU, MO), *Mexia 388, 571* (MO), *Reeder & Reeder 6028, 6121* (MO), *Reeder et al. 1458* (RSA), *Sanders et al. 9352* (RSA), *Sinaca-Colín 1939* (MEXU, MO), *Téllez*

& Cabrera 1730 (MEXU, MO), *Thorne & Lathrop 46168* (RSA), *Torres & Cedillo 568* (MEXU, MO), *Vera Santos 3065* (MO).

Mesoamérica

COSTA RICA: *Lathrop 5503* (COL), *5532* (COL). HONDURAS: *McKee 11344* (US). NICARAGUA: *Davidse et al. 30771* (MO, SI). PANAMÁ: *Nee 6736* (COL).

Sudamérica

ARGENTINA: *Parodi 152* (BAA), *Burkart 19674* (SI), *19725* (SI), *Quarín et al. 2442* (CTES, SI). BOLIVIA: *Beck 3225* (LPB, SI), *Seidel & Vargas 2364* (LPB, SI), *Solomon 8521* (MO, SI).

BRASIL: *Black 57-20133* (R), *Castellanos 24578, 24654* (COL), *Chase 10711* (MO), *Gilberto 1613* (SI), *Klein 11171* (SI, US), *Klein & Bresolin 11401* (SI, US), *Mattos 918* (SI, US), *Prance et al. 29180* (INPA, NY, SI), *Reitz 3300* (SI), *Smith et al. 14755, 15633* (SI, US), *Swallen 9273* (SI). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas 2639* (COL, HUA, SI), *Giraldo-Cañas & Morales 3103* (HUA), *Giraldo-Cañas et al. 3494, 3543* (COL), *Jorgenson 32* (COL), *Lindig 1089* (COL, P), *Esquivel & Ramírez 58* (COL, TOLI). CHILE: *Chapin 1002* (US), *Fuentes 25* (US), *Skottsberg 646* (US). ECUADOR: *Acosta-Solís 12145* (SI), *Asplund 19722* (NY), *Holm-Nielsen et al. 5077* (AAU, COL). GUAYANA FRANCESA: *Hoock 171, 654* (COL). PARAGUAY: *Zardini & Velásquez 24676* (AS, MO, SI), *Nicora et al. 9872* (SI). PERÚ: *Pinto et al. 6258* (COL), *Smith & Salick 8338* (MO, SI). URUGUAY: *Rosengurtt B-940, 3818 1/2* (US). VENEZUELA: *Ataroff s. nro.* (COL, MO), *Burkart 17161* (SI), *Davidse 3090* (COL, MO), *Luces 149* (COL, VEN), *Steyermark 99890* (COL, VEN), *Zuloaga et al. 4344* (SI, VEN).

El Caribe

CUBA: *Killip 44645* (US). JAMAICA: *Maxon 137* (US).

África

GUINEA: *Jacques-Félix 7441* (US). LIBERIA: *Jansen 884* (MO). MADAGASCAR: *Schofield 13* (US). SIERRA LEONA: *Brown & Brown 65* (US).

Asia

BANGLADESH: *Huq 9967* (US). BUTÁN: *Wangdi 2002-G5* (US). FILIPINAS: *Rogerson 1075* (US). HONG KONG: *Hu 8055* (US). INDIA: *Saldanha 13872* (US). INDONESIA: *Kondo & Edaño s. nro.* (US-2379245), *Schiffner 1509* (US), *Vogel 4530* (MO). ISLAS RYUKYU: *Fosberg 37226* (US). MACAO: *Soares 519* (COL). MALAISIA: *Furtado s.nro.* (US-1611753). SRI LANKA: *Clayton & Weerasooriya 6023* (US).

Oceanía

AUSTRALIA: *Everist 958* (US), *Clemens s. nro.* (MICH, SI). FIYI: *Greenwood 592-A* (US). GUAM: *SanNicolás LR-15653* (US). HAWAII: *Evans 1990-434* (US). ISLAS SALOMÓN: *Burton G-70* (US). MICRONESIA: *Burcham 160* (US), *Timberlake 3103* (US). NUEVA CALEDONIA: *Hosaka s. nro.* (US-1963624). PAPÚA NUEVA GUINEA: *Millar & Dockrill NGF-35181* (US). SAMOA: *Christophersen 155* (US). TONGA: *Yuncker 15253* (US).

***Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhlm.**, Comm. Lin. Telegr., Bot. 67 (Bot. 11): 45. 1922. *Paspalum scoparium* Flüggé, Gram. Monogr. *Paspalum*: 124. 1810. Tipo: VENEZUELA. *Humboldt & Bonpland s. nro.* (holotipo P-BONPL, isotipo US!). **Figura 3**.

Paspalum iridifolium Poepp., Reise Chile 2: 324. 1836. *Axonopus iridifolius* (Poepp.) G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 125. 1963. Tipo: PERÚ. In Collibus sylvaticis ad Cochero, año 1828, *E. F. Poeppig 24* (holotipo W, isotipos LE, US!). **Syn. nov.**

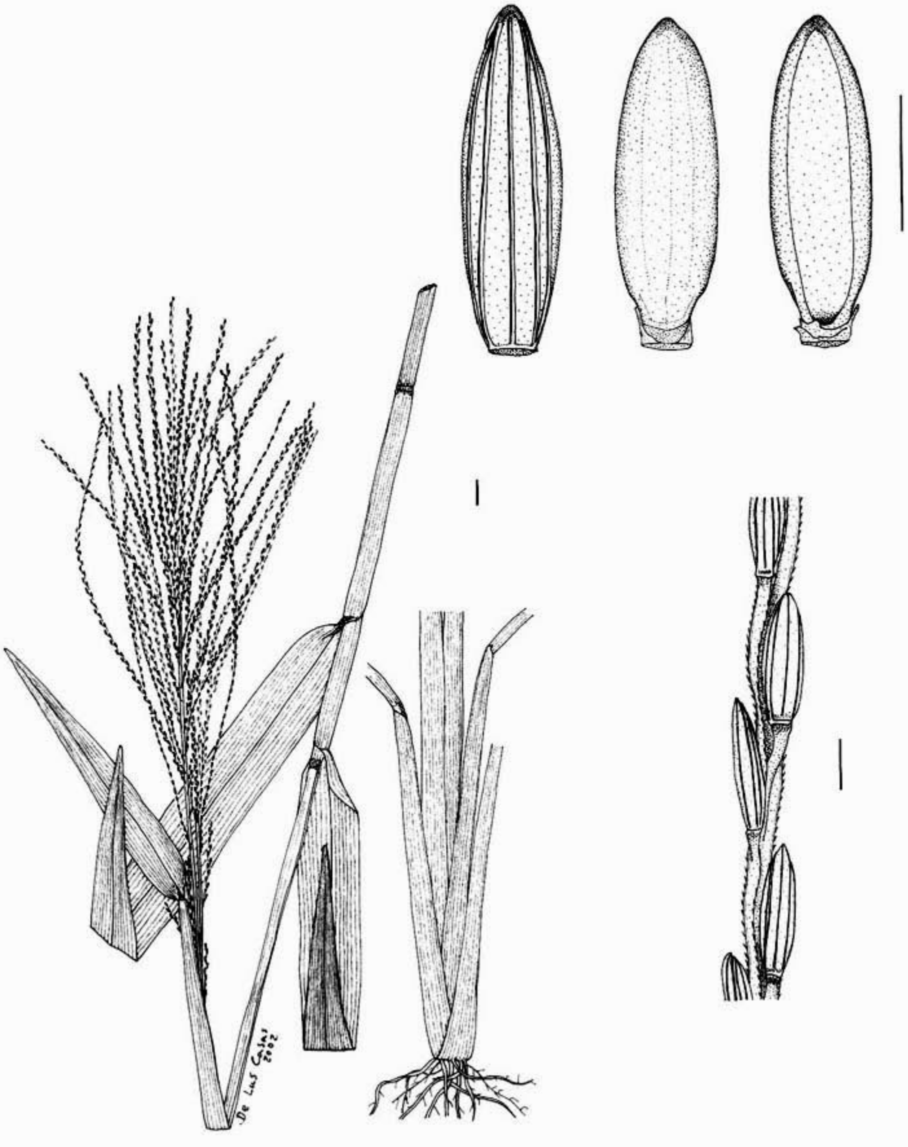

Figura 3. *Axonopus scoparius* (Flüggé) Kuhlm. A. Hábito, B. Porción de un racimo, C. Espiguilla (vista desde el lado de la gluma superior), D y E. Antecio superior (D, visto desde el lado de la lema superior; E, visto desde el lado de la pálea superior) (*Giraldo-Cañas et al. 2702*, COAH). En A la barra indica un cm, en B, C, D y E indica un mm.

Paspalum mathewsii Mez, Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 15: 62. 1917. *Axonopus mathewsii* (Mez) Hitchc., Contr. U.S. Natl. Herb. 24: 432. 1927. Tipo: PERÚ. *W. Mathews 3239* (sintipo B, isosintipos GH, K, US!).

Axonopus micay García-Barriga, Caldasia 8: 432. 1960. Tipo: COLOMBIA. Antioquia: Medellín, 1500 m, 11 jun 1930, *W. A. Archer 99* (holotipo COL!, isotipos MO!, US!).

Axonopus mexicanus G. A. Black, Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 144. 1963. Tipo: MÉXICO. Sinaloa: About 47 miles east of Villa Union (1 mile east of Santa Lucía) on the road from Villa Union to Durango, 1280 m, 27 sep 1953, *J. R. Reeder & C. G. Reeder 2445* (holotipo IAN, isotipo US!). **Syn. nov.**

Plantas perennes, cespitosas, estoloníferas o rizomatosas, vigorosas; ocasionalmente con catafilos glabros, lustrosos, membranáceos, de 0.5-6 cm de largo x 3-12 mm de ancho. **Cañas** erguidas o decumbentes, raramente ramificadas, hasta de 2 m de altura x 2-11 mm de diámetro; plurinodes, entrenudos glabros, pajizos a verde claros o castaño claros, raramente purpúreos, opacos o lustrosos, cilíndricos o comprimidos, canaliculados, surcados levemente, de 1-40 cm de largo, siendo los entrenudos inferiores los más cortos; nudos castaño claros u oscuros, de 2-10 mm, glabros, ocasionalmente pilosos, los pelos cortos, adpresos, blanquecinos a hialinos. **Hojas** basales a principalmente caulinares; **vainas** de 6-30 cm de largo, glabras, ligera a medianamente pilosas hacia la porción distal, raramente vilosas, sus márgenes enteros, membranáceos o no; **lígulas** membranáceo-ciliadas, de 0.6-2.0 mm de largo; cuello distinguible, glabro o piloso, entonces los pelos hasta de 3 mm de largo, castaño a ferrugíneo; **láminas** de 3.3-60 cm de largo x 5-30 (-37) mm de ancho, lanceoladas, subuladas, planas, estriadas o no, reticuladas o no, vena media generalmente fuerte, glabras en el envés (ocasionalmente pilosas), glabras, glabrescentes a esparcidamente pilosas en la haz, los pelos tuberculados, blanquecinos a hialinos; los márgenes lisos o escabrosos; el ápice agudo, obtuso a retuso, escabriúsculo a escabroso. **Inflorescencias** 1-2, raramente 3, erectas, exertas, terminales y axilares; pedúnculos de 6-54 cm de largo, glabros, lisos, ocasionalmente escabriúsculos, cilíndricos a angulosos, levemente surcados, pajizos a verde claros, opacos; pulvínulos pilosos; eje principal de 5-30 cm de largo, glabro a glabrescente, liso o escabroso, cilíndrico a anguloso, levemente surcado, canaliculado o no; **panojas** de 10.5-40 cm de largo, densas, medianamente densas o laxas, comúnmente ramificadas (racimos con órdenes de ramificación sucesiva) en su porción basal; racimos 9-104, raramente < 9, ascendentes, alternos, subopuestos a verticilados, los inferiores de 3.5-22 cm de largo, los superiores de 2.5-13 cm de largo; **raquis** triquetro, fértil en toda su extensión y remata en una espiguilla fértil, glabro a glabrescente, ocasionalmente con pocos pelos hasta de 2 mm de largo, escabroso a escabriúsculo; **pedicelos** acetabuliformes, glabros, glabrescentes a cortamente pilosos, lisos, escabrosos o escabriúsculos, de < 0.7 mm de largo, raramente las espiguillas basales de los racimos inferiores largamente pediceladas, los pedicelos hasta de 4 mm de largo. **Espiguillas** bifloras (aunque unifloras en apariencia, dado que sólo poseen una flor perfecta, y así el **antecio inferior** queda representado por la lema estéril), dorsiventralmente comprimidas, solitarias, dispuestas en el raquis en dos hileras alternas, elipsoides a ovoides, de (2.0-) 2.2-2.7 (--3.2) mm de largo x 0.8-1 mm de ancho, el ápice agudo, glabrescentes o pilosas, densa a esparcidamente adpreso pilosas, los pelos simples, unicelulares, blanquecinos y flexuosos; **gluma inferior** ausente; **gluma superior** tan larga como la espiguilla, 4-5-nervia, nervios prominentes, raramente tenues, ocasionalmente el nervio medio nulo a tenue, raramente los nervios laterales submarginales, pajiza o con tintes purpúreos, hialina, traslúcida, lustrosa, raras veces completamente purpúrea, membranácea; **lema inferior** 4-5-nervia, glumiforme, raramente más corta que la gluma superior (< 0.4 mm); **antecio superior** elipsoide a ovoide, 0.1-0.35 mm más corto que la espiguilla, pajizo, verde claro a blanquecino, raramente cobrizo, lustroso, finamente papiloso en toda su superficie, glabro o cortamente piloso en el ápice, entonces los pelos (macropelos) simples y unicelulares; **lema superior** con los márgenes enrollados sobre la pálea superior, y además encierra ligeramente el ápice de la misma; **pálea superior** como la lema superior; **porción de germinación** diferenciada, línea de ruptura conspicua y semilunar; **callo** horizontal y de contorno circular; **lodículas** 2, de 0.2-0.4 mm de largo, carnosas, pajizas a verde claras, raramente cobrizas; **estambres** 3, anteras dorsifijas, tecas adnatas y paralelas, purpúreas, ocasionalmente cobrizas o negruzcas, de 0.8-1.3 mm de largo x 0.2-0.3 mm de ancho; filamentos de 0.7-0.9 mm de largo, rectos, verde claros, hialinos, ocasionalmente rosa claros; **estigmas** plumosos, purpúreos. **Cariopsis** no vista.

Distribución geográfica y ecológica. *Axonopus scoparius* se distribuye desde México hasta Bolivia y Brasil (Black 1963, Pohl 1980, Renvoize 1984, 1998, Judziewicz 1990, Tovar 1993, Pohl & Davidse 1994, Zuloaga *et al.* 1994, 2003, Davidse 2004, Giraldo-Cañas 2008). Esta especie crece en orillas de caminos, campos abandonados, pastizales, áreas degradadas y en bordes de bosque, y se le conoce como planta cultivada o ruderal. *Axonopus scoparius* presenta un amplio rango altitudinal, desde el nivel del mar hasta los 3300 m (Giraldo-Cañas 2000b, 2008).

Observaciones. Esta especie es sumamente variable, tanto en su hábito como en la coloración de sus espiguillas; así, se reconocen dos formas, una más baja denominada vulgarmente como “pasto micay”, y otra de hábito robusto y generalmente con mayor número de racimos por inflorescencia, denominada principalmente como “pasto imperial” o “gramalote”. El número de racimos por inflorescencia es ampliamente variable, incluso en un mismo individuo puede haber 3 a 27, 24 a 81 ó 43 a 95 racimos por inflorescencia. Esta notable variación morfológica también se presenta en la pilosidad de la espiguilla, pues puede haber espiguillas glabrescentes o pilosas, densa a esparcidamente adpreso pilosas. Esta gran variación morfológica se da incluso en miembros de una misma población. Todo esto ha llevado a que las diferencias se hayan interpretado como nuevas especies, pero realmente sólo corresponden a variantes ambientales. Es por esto que se propone la reducción de varios binomios a la sinonimia de *A. scoparius*. Véanse Zuloaga *et al.* (2003) y Giraldo-Cañas (2008) para otros sinónimos de *A. scoparius*.

Material examinado:

Norteamérica
MÉXICO: *Reeder & Reeder 2445* (US).

Mesoamérica
COSTA RICA: *Grayum 3944* (MO, SI), *Davidse & Herrera 31210* (MO), *Davidse 24104* (MO, SI), *Davidse et al. 25588* (MEXU, MO). EL SALVADOR: *Calderón 799* (MO, US). HONDURAS: *Molina 10186* (US). MÉXICO: *Galeotti 227* (US). PANAMÁ: *Croat 50001* (MO), *Hamilton et al. 872* (MO), *Hammel 5535* (MO).

Sudamérica
BOLIVIA: *Feuerer et al. 5882* (MO), *López et al. 385* (LBP, SI), *Beck 13379* (SI), *Beck 17182* (LPB, SI), *Seidel & Richter 892* (SI). BRASIL: *Heringer et al. 3002* (R), *Zuloaga & Morrone 4688* (SI), *Black 52-14121* (R),

Hatschbach 2949 (SI), *Eiten & Eiten 7387* (MO). COLOMBIA: *Giraldo-Cañas et al. 2702* (COAH, COL, SI), *Giraldo-Cañas 2640* (COL, HUA, SI), *Fernández et al. 7467* (COL), *Lozano & Rangel 5783* (COL, MO), *Zuloaga 3909* (COAH, COL, MO, SI). ECUADOR: *Lægaard 52925* (AAU, COL), *Peterson & Judziewicz 9382* (MO, US), *Hudson 789* (MO, US), *Palacios et al. 143* (MO, SI), *Cazalet & Pennington 7788* (NY). PERÚ: *Llatas Quiroz & Suárez 2869* (MO), *Peterson & Refulio 15036* (RSA, US), *Núñez 7569* (MO), *Peyton & Peyton 340* (MO), *Solomon 3191* (MO), *Tupayachi 22* (MEXU, MO, SI), *Gentry & Smith 35764* (MO), *Schunke 8461* (MO). VENEZUELA: *Davidse 27784* (MO, US), *Davidse & O. Huber 22486* (MO), *Tamayo 2923* (MO), *Burkart 17208* (SI), *Montes 1966* (MO, VEN).

AGRADECIMIENTOS

Quiero manifestar mi profundo agradecimiento a la Universidad Nacional de Colombia y a su Instituto de Ciencias Naturales (COL) (Bogotá D.C., Colombia), así como al Herbario Nacional de los Estados Unidos de América (US), al *Smithsonian Institution* (Washington D.C., EE.UU) y al Instituto de Botánica Darwinion (SI) (Buenos Aires, Argentina) por las facilidades permanentes para llevar a cabo los estudios en gramíneas. El *Smithsonian Institution*, así como el Herbario Nacional de los Estados Unidos de América, financiaron el viaje y la estadía del autor en Washington D.C. Quiero expresar mi eterno sentimiento de gratitud a los doctores F. O. Zuloaga (SI), O. Morrone (SI), P. M. Peterson (US), R. Soreng (US), L. Giussani (SI), S. Renvoize (K), J. F. Veldkamp (L) y S. Lægaard (AAU), por su permanente, grata y valiosa colaboración en los estudios agrostológicos, así como por sus valiosos comentarios. Esta contribución es derivada del proyecto “Estudios sistemáticos en gramíneas de Colombia. Parte II” de la Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

LITERATURA CITADA

Black, G. 1963. Grasses of the genus *Axonopus* (a taxonomic treatment). Advancing Frontiers Pl. Sci. 5: 1-186.

Chase, A. & Z. Luces de Febres. 1972. *Primer libro de las gramíneas*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas de la OEA, Lima.

Davidse, G. 2004. *Axonopus* P. Beauv. Flora of the Venezuelan Guayana 8: 45-62.

Dávila Aranda, P. & E. Manrique Forceck. 1990. *Glosario de términos agrostológicos*. Cuadernos del Instituto de Biología 5, Universidad Nacional Autónoma de México UNAM, México, D. F.

Font Quer, P. 1993. *Diccionario de Botánica*. Ed. Labor, S. A., Barcelona.

Giraldo-Cañas, D. 2000a. Una nueva sección del género *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Cienc. 24 (91): 183-191.

Giraldo-Cañas, D. 2000b. Una nueva especie de *Axonopus* (Poaceae: Paniceae) de la Guayana venezolana e inventario del género para Venezuela. Caldasia 22 (2): 237-243.

Giraldo-Cañas, D. 2001. Sinopsis de la sección *Cabrera* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Cienc. 25 (95): 207-223.

Giraldo-Cañas, D. 2002. Las especies de la sect. *Lappagopsis* del género neotropical *Axonopus* (Poaceae, Panicoideae, Paniceae). Revista Acad. Colomb. Cienc. 26 (98): 13-23.

Giraldo-Cañas, D. 2003. *Revisión de las especies del género neotropical* Axonopus *P. Beauv. (Poaceae: Panicoideae: Paniceae)*. Tesis doctoral, Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Buenos Aires.

Giraldo-Cañas, D. 2008. Sistemática del género *Axonopus* (Poaceae: Panicoideae: Paniceae) y revisión de las especies de la serie *Barbigeri*. Serie Biblioteca José Jerónimo Triana 17: 1-211. Instituto de

Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá D. C.

Gould, F. & R. Shaw. 1992. *Gramíneas. Clasificación Sistemática*. AGT Ed. S.A., México D. F.

Holmgren, P., N. Holmgren & L. Barnett. 1990. *Index Herbariorum*. Part I: The Herbaria of the World. The New York Botanical Garden, Nueva York.

Judziewicz, E. 1990. Poaceae, family 187. Flora of the Guianas (series A) 8: 1-727.

Kiesling, R. 2002. *Código Internacional de Nomenclatura Botánica (Código de Saint Louis)*. Edición en español, Instituto de Botánica Darwinion-Missouri Botanical Garden, Buenos Aires.

McClure, F. & T. Soderstrom. 1972. The agrostological term Anthecium. Taxon 21: 153-154.

Nicora, E. & Z. Rúgolo de Agrasar. 1987. *Los géneros de gramíneas de América austral*. Ed. Hemisferio Sur, Buenos Aires.

Parodi, L. 1964. *Gramíneas bonaerenses. Clave para la determinación de los géneros y enumeración de las especies*. Colección Harold Cyril Martin, Talleres Gráficos Ernesto Zeiss, Buenos Aires.

Pohl, R. 1980. Gramineae. Flora Costaricensis. Fieldiana Bot. 4: 1-608.

Pohl, R. & G. Davidse. 1994. *Axonopus*. Flora Mesoamericana 6: 356-359.

Renvoize, S. 1984. *The grasses of Bahia*. The Royal Botanic Gardens, Kew.

Renvoize, S. 1998. *Gramíneas de Bolivia*. The Royal Botanic Gardens, Kew.

Rua, G. 1999. *Inflorescencias, bases teóricas para su análisis*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires.

Sousa, M. & S. Zárate. 1988. *Flora Mesoamericana. Glosario para Spermatophyta, español-inglés*. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.

Tovar, O. 1993. Las gramíneas (Poaceae) del Perú. Ruizia 13: 1-480.

Vegetti, A. & J. Pensiero. 1993. Tipología de la inflorescencia de *Panicum* sección *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Bol. Soc. Argent. Bot. 29: 7-10.

Zuloaga, F. & T. Soderstrom. 1985. Classification of the outline species of New World *Panicum* (Poaceae: Paniceae). Smithsonian Contr. Bot. 59: 1-63.

Zuloaga, F., O. Morrone, G. Davidse, T. Filgueiras, P. Peterson, R. Soreng & E. Judziewicz. 2003. Catalogue of New World grasses (Poaceae): III. Subfamilies Panicoideae, Aristidoideae, Arundinoideae, and Danthonioideae. Contr. U.S. Natl. Herb. 46: 1-662.

Zuloaga, F., O. Morrone, Z. Rúgolo de Agrasar, A. Anton, M. Arriaga & A. Cialdella. 1994. Gramineae V. Flora del Paraguay 23: 1-327.

Recibido: 19/04/2008
Aceptado: 25/08/2008